Tome 73, fascicule 2 (Hommage à Jakob Seiler), nº 11. — Mai 1966

Antennapedia (ss^{Anp}), eine homoeotische Mutante bei *Drosophila hydei* Sturtevant

von

H. GLOOR und H. R. KOBEL

Genetisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden, Nederland

Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel

EINLEITUNG

Homoeotische Bildungen haben immer wieder die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, da ein Studium solcher Transformationen einen Einblick in morphogenetische Prozesse versprach. Eine der bestbekannten homoeotischen Mutationen bei *Drosophila melanogaster* ist *aristapedia*, von der eine ganze Reihe Allele von den verschiedensten Fragestellungen aus untersucht wurde (Literatur bis 1955 bei Anders 1955). Auch bei *D. simulans* und *D. pseudoobscura* (Sturtevant und Novitski 1941) wurde eine solche Mutation beschrieben. *D. virilis* zeigte bei Phaenokopieversuchen mit Senfgas (Bodenstein und Abdel Malek 1949) Tarsusstrukturen an der Antenne, wobei der dabei erreichte hohe Prozentsatz dieser besonderen Missbildung auffällt, ebenso wie bei ähnlichen Versuchen an *D. melanogaster* (Goldschmidt und Piternick 1957, Gehring 1964).

Die rezessiven ss^a-Mutanten von *D. melanogaster* zeigen als auffälligsten Bestandteil ihres meist pleiotropen Wirkungsmusters eine im günstigsten Fall vollständige Umbildung der Arista in einen mehrgliederigen Tarsus, wobei das Endglied alle Elemente eines normalen Praetarsus aufweisen kann. Das dritte Antennenglied ist oft in die Umbildung mit einbezogen (z.B. ss^{aSp}), indem die Arista,

vergleichend morphologisch den Antennengliedern 4—6 entsprechend, nur die distalen drei Glieder des Antennenfusses liefert, während das dritte Antennensegment in ein weiteres Glied des Antennenfusses transformiert wird.

Aus dieser auffälligen segmentalen Übereinstimmung ist jedoch nicht eine Homologie der Bein- und Antennenglieder abzuleiten. Die Missbildung ruft nicht eine morphologisch ursprünglichere Struktur hervor, sondern es wird anstelle eines hochspezialisierten Körperteiles durch Fehlorganisation eine andere, ebenso spezialisierte Struktur differenziert, die in allen Einzelheiten völlig artspezifisch ist. Dass bei *aristapedia* ein segmentierter Körperanhang in einen anderen, ebenfalls segmentierten, umgewandelt wird, weist eher auf ein gemeinsames Prinzip in der Morphogenese dieser beiden Organe, als auf eine Homologie der Organe selbst oder gar deren Segmente. Auch ein nicht segmentiertes Organ wie das Komplexauge kann bei gestörter Morphogenese oder Regeneration zur Bildung segmentierter Strukturen veranlasst werden. Gute Beispiele hierzu sind unter den homoeotischen *Drosophila*-Mutanten *proboscipedia*, sowie abdominale Beine bei *bithorax*.

Da jede Zelle über den gesamten Genbestand verfügt, wären a priori auch beliebige andere Gewebe zu homoeotischen Fehlleistungen befähigt. Es ist klar, dass eine ganze Reihe morphogenetisch wichtiger Faktoren wie Reifegrad (Determinationszustand, Kompetenz), Raumverhältnisse und Wechselwirkungen im Gewebeverband, oder Wachstums- und Teilungsrhythmus, und hormonale Einflüsse, eine entscheidende Rolle spielen können im abweichenden wie im normalen morphogenetischen Geschehen. Wenn also wie im Falle der homoeotischen Mutation eine einzelne bestimmte Anlage in ganz spezifischer Weise abweichend reagiert, wäre im Prinzip eine Möglichkeit zum Aufdecken der Bedeutung und Wirkungsweise einzelner dieser Faktoren gegeben.

Exzessive Bildungen (Warzen, Auswüchse) des dritten Antennengliedes wurden bei ss^{Ar} (Le Calvez 1948), ss^{a} (Anders 1955) und bei aristapedia-Phaenokopien (Bodenstein und Abdel Malek 1949) beschrieben. Alle diese Auswüchse sind sofort als Beinstrukturen anzusprechen, da die Mehrzahl der darauf ausgebildeten Borsten typische, mit Nebenhaaren (bracts, Hannah-Alava 1958*a*) versehene Beinborsten sind. Nur ist es meist unmöglich, diese Strukturen einer bestimmten Region eines Beines zuzuordnen. In

der Literatur sind auch vollständige Antennenbeine abgebildet, so dass anzunehmen ist, dass bestimmte *ss*^{a}-Allele bei starker Expressivität auch die weiteren Antennenglieder morphogenetisch beeinflussen.

Die meisten der beschriebenen *ss*-Allele sind rezessiv, und es wurden darunter keine chromosomalen Strukturänderungen registriert. Von den fünf, in neuerer Zeit gefundenen dominanten Formen bei *D. melanogaster* zeigen alle, soweit untersucht, chromosomale Abweichungen. Die dominante, homozygot letale Inversion In (3R (84A5—92A5)) *ss*^{Ar} von Le Calvez (1948) weist ein gegenüber den rezessiven *ss*^{a}-Allelen stark erweitertes pleiotropes Wirkungsmuster auf, indem auch die Kopfkapsel missgebildet und die Flügelhaltung verändert ist. Bei den höheren Expressivitätsgraden zeigen die am dritten Antennenglied entstehenden Auswüchse Borstenkonfigurationen, die man als wahrscheinlich zur Tibia gehörend erkennen kann. Die kleinere, ebenfalls homozygot letale *ss*^{A}-Mutante von Falk (1963) scheint in ihrem Wirkungsmuster nicht wesentlich über das der rezessiven *ss*^{a}-Allele hinauszugehen. Die Bruchstellen dieser Inversion wurden bei 83F und 86C lokalisiert durch N. Ben-Zeev. Lewis (1959) berichtet über zwei dominante Mutationen, *Antennapedia-Bacon* und *Antennapedia-Yu*, welche auch weitere Antennenglieder erfassen und Umwandlung in fast vollständige Beine (Coxa, Femur, Tibia, Tarsus) erwirken können. Die letztere ist eine komplizierte Strukturmutation. Eine der 4 Bruchstellen liegt nach Angaben von *Yu* im Abschnitt 83E oder F. Bei der erstgenannten handelt es sich um eine kleine Inversion mit Bruchstellen in 84A und 85E (Lewis). Diese Mutante ist schwächer in ihren phaenotypischen Auswirkungen. Bei einer weiteren dominanten Form, welche mit hoher Penetranz und Expressivität die Antenne in ein weitgehend vollständiges Bein zu transformieren scheint (Gehring, persönliche Mitteilung), ist über eine allfällige chromosomale Strukturänderung noch nichts bekannt.

Aus den zytologischen Angaben geht übereinstimmend hervor, dass eine der Bruchstellen, und somit sehr wahrscheinlich der mutante Locus, im Gebiet 83F-84A liegen muss. Ob es sich zytologisch um ein und dieselbe Bruchstelle handelt, oder ob verschiedene Brüche in unmittelbarer Nähe des Locus einen ähnlichen Effekt haben können, bleibt eine offene Frage.

Bei *D. hydei* wurde eine rezessive *spineless-aristapedia*-Mutante durch SPENCER (1949) gefunden und als homolog zum ss^a verschiedener anderer Arten beschrieben. Die vorliegende Beschreibung betrifft eine neue, strahleninduzierte dominante Mutante. Allelie dieser Mutante mit ss^a von SPENCER konnte nicht festgestellt werden, da ss^a nicht mehr vorhanden ist. Angesichts des ausgesprochen spezifischen homoeotischen Wirkungsmusters ist jedoch kaum zu bezweifeln, dass es sich um denselben Locus oder Komplexlocus handelt, so dass die Bezeichnung der neuen Mutante als ein *ss*-Allel gerechtfertigt erscheint. Da andererseits bei dieser dominanten Mutante die homoeotische Wirkung die ganze Antenne erfasst in auffälligem Gegensatz zu den meisten „aristapedia"-Mutanten, schlagen wir als Bezeichnung vor: *spineless-Antennapedia* (ss^{Anp}), im folgenden meist abgekürzt als *Anp*.

MATERIAL

In der F_1 von röntgenbestrahlten Männchen des Stammes *D. hydei* wild Wageningen (60 KV, 3mA, 6 cm Abstand, 380 r/min, Dosis ca. 10 000 r) wurde im November 1955 ein Männchen mit Antennenmissbildungen gefunden. In der Folge wurde die dominante, homozygot letale Mutation ss^{Anp} balanciert mit den dominanten, homozygot letalen Mutationen *Spaltthorax*^{2}, *Kerbflügel* und *Delta*^{1}, die derselben Kopplungsgruppe, Chromosom 2, angehören. Dieser Stamm, ss^{Anp}/Sp^2, *Kf*, Dl^1, ist nicht ganz vollständig balanciert, da in kleinen Prozentsätzen Rekombination auftritt. Weiter wurde ss^{Anp} über *scarlet (st)* als Marker heterozygot weitergeführt, um Daten über die Vitalität zu gewinnen. Abgesehen von den unten erwähnten Temperaturversuchen, wurden die Fliegen auf *melanogaster*-Standardfutter bei Zimmertemperatur oder bei 25° C gezüchtet, zum Teil wurde mit frischer Hefe und Zucker nachgefüttert.

LOKALISATION VON ss^{Anp}

Anp ist gekoppelt mit den Mutanden *veinlet*, *Spaltthorax*^{2}, *Kerbflügel*, *Delta*^{1}, *peach*, *scarlet* und *ebony*. Die zytologische Analyse der Speicheldrüsenchromosomen (Abb. 1) zeigte weiter eine Koppelung von *Anp* mit einer invertierten Transposition im 2. Chromosom.

Das Segment 22D1—26D4 ist invers bei 34A1 eingesetzt (*Berendes* 1962, Beschreibung unter der Bezeichnung „*Ar*"). *Anp* scheint

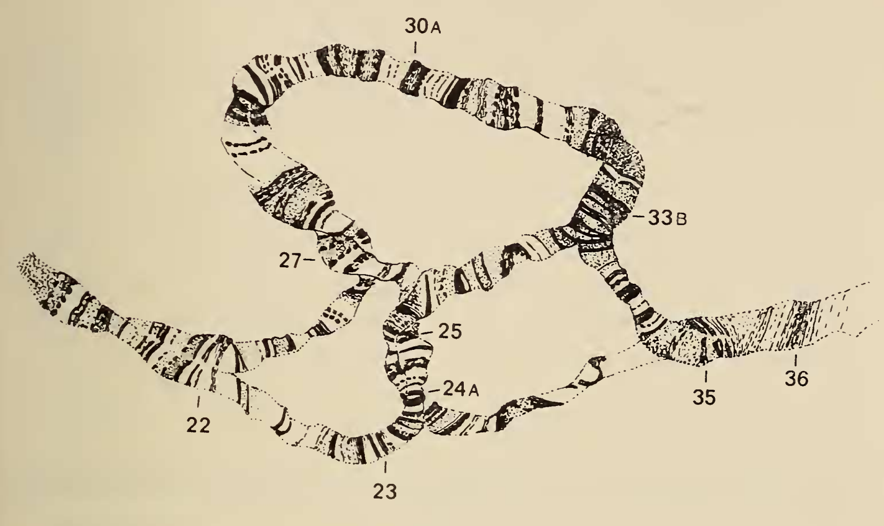


ABB. 1.

Teilstück des 2. Chromosoms von *D. hydei* mit der inversen Transposition *Anp*, aus der Speicheldrüse einer heterozygoten Larve. Orcein-Essigsäure-Quetschpräparat, × 1800

untrennbar mit dieser Aberration verbunden. Als Locus von ss^{Anp} kommt eine der drei Bruchstellen in Frage.

Crossing-over mit Dl^1 beträgt etwa 0,6%, mit Sp^2 1,5% und mit *st* 38%, wobei *st* wahrscheinlich nahe beim distalen Ende lokalisiert ist, und das Rearrangement eine Position in der proximalen Hälfte des Chromosoms zwischen Dl^1 rechts von 34A und Sp^2 links von 22D einnimmt (siehe Abb. 2). *Kf* ist eng gekoppelt mit Dl^1, und Austausch zwischen *Anp* und *Kf* kommt selten vor, doch können zahlenmässige Angaben vorläufig nicht gemacht werden wegen der stark variablen Penetranz des letzteren Faktors.

PHÄNOTYP VON *Anp*

Anp zeigt in Zuchten bei 25° C ein reichhaltiges Manifestationsmuster, von dem die Aufnahmen *a*—*e*, *g*, *i*, *k* der Tafel einen Ein-

druck geben. Ausser der Transformation der Antenne in Beinstrukturen ist oft eine starke Deformation der Kopfkapsel auffällig *(d, e)*. Da sich *Anp* oft nur in einer Kopfhälfte oder aber auf beiden Seiten

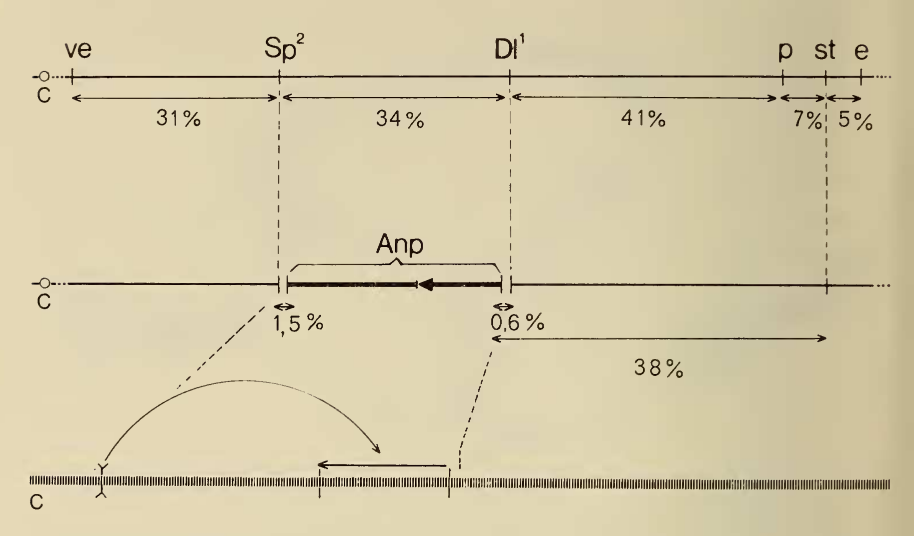


ABB. 2.

Schema des 2. Chromosoms von *D. hydei*. Proximales Ende links, C = Centromer.

Oben: Austauschwerte zwischen *veinlet (ve)*, *Spaltthorax*^{2} *(Sp^2)*, *Delta*^{1} *(Dl^1)*, *peach (p)*, *scarlet (st)*, und *ebony (e)*.

Mitte: Austauschwerte zwischen *Anp* und drei der obengenannten Faktoren, *Sp*^{2}, *Dl*^{1}, *st*.

Unten: Lage der drei Bruchstellen im Speicheldrüsenchromosom. Die Länge des transponierten Stückes beträgt etwa 15% der Gesamtlänge. Auffällig ist der hohe Austauschwert zwischen *Sp*^{2}, das proximal von der ersten Bruchstelle liegen muss, und *ve*, bei einer zytologischen Länge dieses Intervalles von höchstens etwa 8% der Gesamtlänge des Chromosoms.

mit verschiedener Expressivität manifestiert, sind solche Köpfe sehr asymmetrisch gebaut. Diese Kopfdeformation betrifft vorwiegend die Region zwischen Antenne und Auge *(d, e)*, welche dann mehr Platz zu beanspruchen scheint. Damit zusammenhängend werden die Vibrissae-Borsten von ihrem Platz unterhalb der Antenne verdrängt, sie stehen in falscher Richtung *(a)*, oder sind reduziert *(d)*. Oft ist diese Region zu einem Wulst aufgefaltet, auf dem Extraborsten den Vibrissae entgegengerichtet stehen *(c)*. Weiter äussert sich diese Deformation in einer Reduktion der Fazettenaugen, indem der mesiale Augenrand seitwärts verschoben

wird *(d, e)*. Die Wölbung des Auges wird dadurch verändert, und oft treten auch Falten im Auge auf *(e)*. Die Formveränderung der Augen scheint passiver Art zu sein. Auch die Frontalregion oberhalb der Antennalforamina ist gelegentlich missgebildet, was sich vorwiegend in einer veränderten Stellung der Frontal- und Frontoorbitalborsten äussert. Die Maxillarpalpen können ebenfalls eine abweichende Form annehmen *(a)*, oder reduziert sein *(d)*.

Die Transformation der Antennen selbst zeigt eine verwirrende Vielfalt verschiedenster Umbildungsgrade. Bei schwächster Expressivität ist die Arista normal. Höchstens ist ihre Basis (Segment 4,5) etwas aufgeschwollen, gelegentlich auch einseitig in eine Unguis-ähnliche Struktur verwandelt. Das dritte Antennensegment ist nur leicht deformiert. Es trägt gelegentlich an seinem proximalen Ende, meist auf der aristalen Seite, einen schlanken ungegliederten Auswuchs. Dieser ist besetzt mit typischen Beinborsten, welche an ihrer Basis mit je einem körperwärts gelegenen Basisstachel („bract", siehe Hannah-Alava 1958 *a*) versehen sind. Oft treten solche Borsten auch in einem Feld proximal von der Insertionsstelle der Arista am dritten Antennenglied auf. Seltener sind ähnliche Borstenfelder auf der abaristalen Seite des dritten Antennensegmentes zu finden. Diese antennalen Beinstrukturen mit bestimmten Beinregionen zu analogisieren, ist bei diesem Grad der Expressivität noch nicht möglich.

Bei extremster Transformation ist der grösste Teil der Antenne umgewandelt in ein nahezu vollkommenes Bein, das einem normalen Thorakalbein kaum an Grösse nachsteht *(g)*. Deutlich ist die Gliederung in Femur, Tibia und Tarsus zu erkennen. Vom Kopftarsus ist meist das erste Segment (Metatarsus) gut differenziert. Ein weiteres Glied zeigt noch deutliche Tarsenstruktur, mündet jedoch distal in eine Arista aus (*e*, *g*, siehe auch Abb. 4). Seltener ist der Tarsus auch vollkommener differenziert, er endet dann mit einem Praetarsus, der nur eine Klaue trägt, wenn unvollständig ausgebildet *(b)*, oder aber auch alle typischen Praetarsusstrukturen mit Unguis, Empodium, Pulvillus, etc., aufweist *(a, k)*. Beinahe vollständige Tarsen sind bei *Anp* eher selten. In solchen Fällen unterscheiden sich die einzelnen Tarsensegmente in ihrer äusseren Morphologie in keiner Weise von den entsprechenden Gliedern normaler Thorakalbeine.

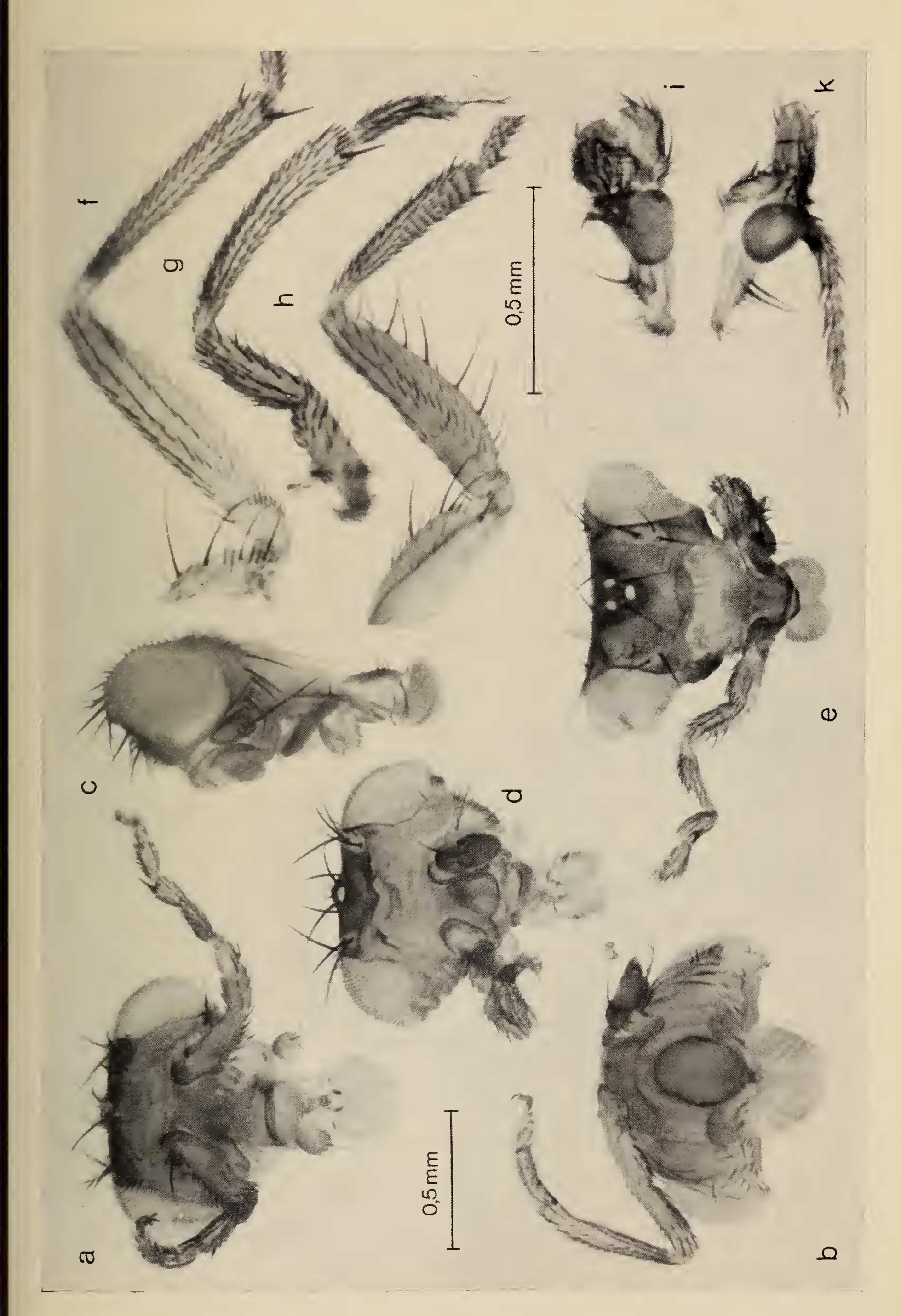
Die Kopftibia ist mit je einem gut differenzierten Gelenk von Femur und Tarsus abgesetzt (*b*, *g*, sowie Abb. 4). Sie ist auch gut in diesen Gelenken gegen die benachbarten Segmente passiv bewegbar. Die Borsten sind gut entwickelt und in Reihen ausgerichtet. Auf Grund einiger typischer Borstenkonfigurationen lässt sich die Kopftibia als vollkommene Nachbildung einer Tibia des mittleren Thorakalbeines identifizieren.

Die drei Thorakalbeine unterscheiden sich in ihrer Chaetotaxie. Isolierte Beinglieder lassen sich ebenso wie bei *D. melanogaster* ohne Schwierigkeiten auf Grund ihrer Form und ihres Borstenmusters identifizieren. Abgesehen von verschiedenen Differenzen stimmen die Borstenmuster bei *D. hydei* gut mit den Angaben von HANNAH-ALAVA (1958 *a*) bei *D. melanogaster* überein. Es sei deshalb nur an einige auffällige Unterschiede in der Chaetotaxie der drei Beinpaare erinnert. Im Gegensatz zum mittleren *(f)* weisen das erste und das dritte Bein Transversalreihen von Borsten am Metatarsus (ein Geschlechtskamm fehlt bei *D. hydei*) und an der Tibia auf *(h)*, die jedoch für die beiden Beinpaare verschiedene Längsreihen umfassen. Die distalen Tibienenden sind durch lange Apical- und Praeapicalborsten ohne Basisstacheln (bracts) gekennzeichnet. Am dritten Beinpaar ist die Apicalborste in die Transversalreihe

---

Beispiele der homoeotischen Missbildungen bei der Mutante *Anp* von *Drosophila hydei* (Makroaufnahmen, Leitz Summar 42 mm, Ringblitz).

a) Vorderansicht eines Kopfes mit beiderseits hochgradiger Umwandlung der Antennen zeigt Beine in posterioventraler Ansicht. Das rechte Kopfbein lässt am proximalen Femurende einen Rest des 2. Antennensegmentes mit einer langen Borste erkennen. — *b)* Ventralansicht mit links und rechts sehr verschiedener Expressivität. — *c)* Seitenansicht mit einer „Coxa" mit langer Borste zwischen Auge und Antenne. Vibrissae vollzählig bei geringer Reduktion der Wange. — *d)* Frontalansicht. Starke Deformation von Wange und Praefrons. Unterhalb der normalen Antenne der stark reduzierte rechte Maxillarpalpus. — *e)* Dorsalansicht einer deformierten Kopfkapsel zeigt veränderte Kurvatur und Faltenbildung der Fazettenaugen. — *f, h)* Anterioventrale Ansicht je eines linken Meso- und Prothorakalbeines mit Coxa, Trochanter, Femur und Tibia. — *g)* Antennenbein in gleicher Orientierung. Man beachte die Ähnlichkeit der Tibien von *f* und *g*, vor allem die Apicalborstengruppe am distalen Ende. — *i)* Linke Antenne des Kopfes (e) frontoabaristal gesehen. Von links nach rechts: erstes, reduziertes zweites, deformiertes drittes Antennensegment, Tibia-Femur-Auswuchs. — *k)* Eine rechte Antenne frontal-abaristal. Vier distale Tarsensegmente an Stelle der Arista, dorsale Tibia- und Femurstrukturen. Eine Verdrehung und Abknickung der Längsachse gegenüber ihrer ursprünglichen Stellung ist deutlich zu sehen.


a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
0,5 mm
0,5 mm

mit einbezogen, an den beiden anderen sind sowohl Praeapical- wie Apicalborste deutlich. Die Apicalborste der mittleren Tibia *(f)* steht in einer auffälligen Borstengruppe („spurs"). Es sind 5—6 kurze dicke Borsten mit Basisstacheln, welche die Apicalborste proximal in Form eines Winkels umgeben. Eine Abbildung dieser Borstengruppe gibt HANNAH-ALAVA. Die erste Tibia unterscheidet sich ausser in der Chaetotaxie auch in ihrer Grösse deutlich von zweiten und dritten Tibien. Die proximalen Tibienenden sind nicht durch bestimmte Borstengruppen markiert.

Das Femur des ersten Beines ist erkennbar an seiner Form und Dimension, sowie am Borstenmuster, das durch sehr lange Borsten auffällt *(h)*. Das zweite und das dritte Femur sind weniger auffällig charakterisiert und unterscheiden sich nur sehr wenig. Trochanter und Coxa weisen wieder für jedes Beinpaar typische Formen und Borstenmuster auf.

Form und Borstenmuster, vor allem die Apicalborstengruppe, wie auch das Fehlen von Transversalreihen, lassen also die Kopftibia als Duplikat einer mesothorakalen Tibia erscheinen *(g)*. Das Femur des Kopfbeines *(g)* lässt sich weniger deutlich einem bestimmten Thorakalbein zuordnen. Die für das erste Beinpaar charakteristischen langen Borsten *(h)* sind nicht vorhanden, so dass auch hier eher ein mesothorakales Strukturmuster vorzuliegen scheint. Damit würde auch die Beobachtung übereinstimmen, dass bei *Antennapedia*-Mutanten von *D. melanogaster* Antennenfüsse im Männchen keinen Geschlechtskamm haben, ausser in Kombination mit *Polycomb* (LEWIS 1956).

Am proximalen Ende trägt das Kopffemur auf der ventralen Seite meist einen Höcker mit einer sehr langen Borste *(a, d)*, eine Reststruktur der abaristalen Seite des zweiten Antennensegmentes, für das eine Gruppe sehr langer Borsten typisch ist. Proximal ist das Femur mit dem ringförmigen ersten Antennensegment verwachsen *(a)*. Dieses ist deformiert und seinerseits mit dem Praefrons verwachsen, wobei das Antennalforamen in Richtung Clypeus stark vergrössert ist. Die dem Postfrons zugewandte Seite des ersten Antennensegmentes ist dagegen normal differenziert und trägt den dazugehörenden Kranz kleiner Borsten.

Die dorsoventrale Orientierung des Beines am Kopfe ist in *a* und *b* ersichtlich; die dorsale Seite des Femur-Tibia-Gelenkes steht auf der aristalen Seite der Antenne.

Die mannigfaltigen antennalen Beinstrukturen der mittleren Expressivitätsgrade lassen sich nun auf Grund der an gut ausdifferenzierten Antennenbeinen erlangten Orientierung zum grossen Teil interpretieren. Beispielsweise zeigt Abb. *k* der Tafel ausser einem gut differenzierten Tarsus noch einen Auswuchs auf der aristalen Seite des 2. und 3. Antennensegmentes, der offenbar der dorsalen Hälfte von Tibia und Femur entspricht. Hier ist von der Tibia nur das dorsale proximale, vom Femur nur ein distales, ebenfalls dorsales Endstück gebildet. Die dazugehörenden ventralen Hälften sind nicht differenziert. Beide dorsalen Stücke sind also miteinander zu einem zylindrischen Gebilde verwachsen. Das Femur-Tibia-Gelenk ist als dünne Rinne angedeutet. Die langen, dorsalen Femurborsten, die das Gelenk beschützen (Abb. 4 *d*), sind nur zum Teil vorhanden. Die für die Tibia charakteristische distale Borstengruppierung (siehe oben) ist nicht zu finden, da das distale Ende der Tibia nicht gebildet ist. In solchen Fällen einer Femur-Tibia-Gelenkbildung kann die Arista mit ihrem basalen Teil sowie die aristanahe Fläche des dritten Antennengliedes auch völlig normal differenziert sein.

Oft ist nicht das proximale, sondern das distale Ende der Tibia differenziert, erkennbar an Praeapicalborste und Apicalborste mit „spurs". In diesen Fällen ist auch immer ein Stück Tarsus vorhanden, das meist in einer Arista endet. Diese Tarsusstruktur ist sehr dicht mit Borsten besetzt und bildet zusammen mit der Tibiastruktur die aristale Seite des dritten Antennensegmentes. Die abaristale Seite dieses Segmentes ist einigermassen normal ausgebildet und besetzt mit den verschiedenen Typen von Sinneshaaren. Solche Antennen stellen meist kompliziert verdrehte und verwachsene Gebilde dar *(i)*.

Für die Analyse der verschiedenen Stadien von Missbildung der Arista allein sei auf die Arbeiten von LE CALVEZ (1948), ROBERTS (1963) und ANDERS (1955) verwiesen. Unser Material entspricht durchaus jenen Beschreibungen.

Den bisher erwähnten gut interpretierbaren Antennentransformationen stehen jene Antennen mit geringer Expressivität von *Anp* gegenüber, die völlig unspezifische, schwach chitinisierte bläschen- bis fadenförmige Auswüchse tragen. Solche Palpen stellen jedoch immer Beinstrukturen dar, da sie typische Beinborsten mit Basisstacheln tragen. Diese Auswüchse entstehen nur

am dritten Antennenglied und stehen dann vorzugsweise auf der distalen Seite der Aristainsertionsstelle, also eigentlich auf der abaristalen Seite dieses Antennensegmentes. Auswüchse der aristalen Seite proximal zwischen Arista und Antennensegment 2 sind meist stärker chitinisiert, und die Borsten bilden Reihen, sie geben gesamthaft den Eindruck einer besseren Organisation. Sie stellen zweifellos bestimmte, wenn auch sehr unvollkommen organisierte Strukturen von Tarsus, Tibia, Femur dar, obwohl wir sie mangels Charakteristika oft nicht als solche identifizieren können.

Zwischen den oben beschriebenen Formen der Transformation von Antennen in Beinstruktur gibt es alle Übergänge und Kombinationen, zusammen mit den übrigen Deformationen der Kopfkapsel. Bei schwächerer Expressivität ist von den identifizierbaren Beinbildungen entweder Tarsus-, oder Tarsen- und Tibia-, oder Tibia- und Femurstruktur vorhanden, bei stärkster Expressivität in mehr oder weniger vollkommener Weise alle drei genannten Teile eines Beines. Dabei bieten das distale Ende (Arista) und das proximale Ende (siehe unten) den stärksten Widerstand gegen homoeotische Umwandlung. Mit zunehmend besserer Ausdifferenzierung der Kopfbeinelemente geht eine stärkere Reduktion der Antennenelemente einher: Tarsenstruktur entwickelt sich auf Kosten der Aristasegmente und des angrenzenden Gebietes auf dem dritten Antennensegment, Tibia und Femur beanspruchen das übrige Material dieses Antennengliedes sowie vom zweiten alles bis auf einen kleinen abaristalen Rest. Das Femur erfasst ausserdem das erste Antennensegment, ohne es allerdings soweit zu deformieren, dass es nicht mehr erkennbar wäre.

Auch bei stärkster Kopfbeinausbildung ist nie eine Trochanter- oder Coxa- ähnliche Struktur in proximaler Fortsetzung des Femurs zu bemerken. Charakteristisch für den Trochanter des mittleren Beines ist eine lange Borste ohne Basisstachel auf der dorsalen Seite. Man ist versucht, die grosse Borste, die auf einem Höcker ventral am Kopffemur steht (*a* in der Tafel, *d* in Abb. 4), als Trochanterelement anzusehen, doch dürfte deren Interpretation als abaristaler Rest des zweiten Antennengliedes eher zutreffen. In diesem Zusammenhang gewinnt der oben erwähnte, mit ein bis zwei grossen und einigen kleineren Borsten versehene Wulst zwischen Antenne und Auge *(c)* an Interesse. Es kann sich dabei nicht um eine von der Vibrissenregion abgetrennte Struktur mit

einer der grossen Vibrissae handeln, da gleichzeitig, wie in Abb. c der Tafel, die ganze Region mit allen zugehörigen Vibrissae voll ausgebildet sein kann. Die eine grosse Borste, die in der Abbildung erkennbar ist, steht den Vibrissae entgegengerichtet. Ihre Orientierung zum allfällig gebildeten Antennenbein ist schwierig festzustellen. Sie weist aber offensichtlich in Relation zum Kopfbein von dorsal nach ventral und kreuzt das Femur auf seiner anterioren Seite, wie das auf Abb. *f* für die langen Borsten der Coxa eines mittleren Thorakalbeines sichtbar ist. Es ist naheliegend, diesen Wulst, der seine Herkunft nicht von Antennenmaterial ableitet, als Coxastruktur zu interpretieren. Gegen Trochanter spricht das gelegentliche Vorkommen zweier langer Borsten, sowie die Grösse dieser Borsten. Dagegen liesse sich diese Struktur vielleicht auch als Teil des Sternopleuriten ansprechen. Die Sternopleuritborsten sind die grössten Borsten bei *D. hydei*, die auf dem neugebildeten Wulst stehenden überschreiten jedoch nie die Dimension von Coxaborsten.

Wie oben vermerkt, lassen sich gut ausgebildete Antennenbeine vor allem im Femur-Tibia-Gelenk bewegen. Beim Kopfputzen bewegt die Fliege auch selbst mit ihrem ersten Beinpaar dieses Gelenk. Spontanbewegungen der Extremitäten, wie sie beim Abklingen der Narkose geschehen, wurden beim Antennenbein nicht bemerkt. Die Häufigkeit des Putzens lässt vermuten, dass das Antennenbein als Fremdkörper empfunden wird. Muskelfärbungsversuche mit Cresylechtviolett an Ganzpräparaten von Thorakal- und gut ausdifferenzierten Antennenbeinen ergaben, dass die im Femur gelegenen, für die Bewegung der Tibia verantwortlichen Muskeln (1 Levator und 2 Depressoren) im Antennenfemur nicht differenziert sind. An Stelle dieser Muskeln bestehen nur ein stärker färbbarer dünner Gewebelängsstrang und einige stark gefärbte Gewebeinseln. Hingegen ist die Muskulatur für das zweite Antennensegment im erhalten gebliebenen Teil des ersten Antennensegmentes von Kopfbeinen gut differenziert. Versuche, eine Innervation des Antennenbeines am Totalpräparat nachzuweisen, hatten keinen Erfolg. Vermutlich wird das homoeotische Organ nicht innerviert, wodurch auch die Differenzierung der Muskulatur unterbleibt.

Die morphogenetische Wirkung von *Anp* beschränkt sich im allgemeinen ausschliesslich auf den Kopf. Bemerkenswert ist, dass

bei tausenden Fliegen aus verschiedenen *Anp*-Stämmen und Auskreuzungen keine Spur der für *spineless* kennzeichnenden Tarsenabweichungen der Thorakalbeine zu sehen war, bis in einer der temperaturbehandelten Zuchten, jedoch ohne ersichtlichen Zusammenhang mit der Behandlung, Fliegen mit typischen Tarsusabweichungen zum Vorschein kamen.

PENETRANZ- VITALITÄT- EXPRESSIVITÄT

Im balancierten *Anp*-Stamm ist die Penetranz des Merkmals unvollständig, variabel und deutlich temperaturabhängig. Der Einfluss der Zuchttemperatur wurde näher geprüft mit einem Stamm *Anp*/+, wobei nach Auskreuzung mit *st/st* die F_1 *Anp/st* Männchen mit *st/st* Weibchen zurückgegreuzt wurden. Da kein

TABELLE 1

Penetranz- und Vitalitätsunterschiede unter den Nachkommen einer Rückkreuzung Anp/st × st/st *bei verschiedenen Aufzuchttemperaturen. Eiablage und Embryonalentwicklung bei 25° C, weitere Entwicklung bei den genannten Aufzuchttemperaturen.*

Aufzucht-temperatur (± 1° C)		Anzahl Fliegen	Prozent ♂♂ vom Genotyp *st*	Prozent ♂♂ vom Genotyp *Anp*	% *Anp* (Genotyp)	Penetranz *Anp* (%)	Vitalität *Anp* (%)*
15° C	♂	578	45	50	50	12	99
	♀	637	—	—	45	7	81
18° C	♂	957	47	48	44	48	78
	♀	1045			43	39	75
22° C	♂	1590	50	46	44	71	77
	♀	1708			48	68	91
25° C	♂	1500	50	43	34	95	52
	♀	1665			40	97	67
28° C	♂	1396	50	36	22	94	28
	♀	1638			33	95	49
31° C		Temperatur letal, vorwiegend spätlarval und pupal, oft schlüpfreife Imagines beider Genotypen					

* Bezogen auf Anzahl *st*-Geschwister vom gleichen Geschlecht.

crossing-over stattfindet in den Männchen, kann an der Nachkommenschaft dieser Rückkreuzung gleichzeitig die relative Vitalität der *Anp*-Heterozygoten abgelesen werden. Die Eiablage erfolgte stets bei 25° C. Anschliessend erfolgte die Aufzucht bis zum Schlüpfen der Imago in Flaschen bei 6 verschiedenen Temperaturen (Tabelle 1 und Abb. 3).

Die Penetranz steigt von etwa 10% bei 15° C bis 95% bei 25° C und scheint bei höheren Temperaturen konstant zu bleiben (bei 31° C gibt es bei unseren Stämmen von *D. hydei* keine Überlebenden). Gleichzeitig nimmt die relative Vitalität der *Anp*-Heterozygoten ab. Ein Geschlechtsunterschied in der Penetranz scheint kaum zu bestehen, dagegen ist die Sterblichkeit der Männchen während der Entwicklung bei höheren Temperaturen gegenüber derjenigen der Weibchen erhöht. Bei 15° C sieht man dagegen einen Vitalitätsunterschied in umgekehrter Richtung.

Die nicht überlebenden *Anp*-Heterozygoten sterben zum Teil während der Metamorphose, zum Teil in einem früheren Stadium. Abgestorbene Puppen findet man in allen Stadien der Metamorphose, so dass anzunehmen ist, dass auch die Sterblichkeit vor der Verpuppung nicht in einem bestimmten Stadium gehäuft vorkommt. Bei niedriger Temperatur überwiegt die pupale Letalität, wobei sehr oft die Metamorphose vollständig ist. Sektion zeigt *Anp*-Tiere aller Grade der Merkmalsausbildung, mit Häufigkeiten, die kaum abweichen von denjenigen der überlebenden Geschwister.

Um den Einfluss der Aufzuchttemperatur auf die Expressivität quantitativ abschätzen zu können, sollten die Umbildungen der Antenne in verschiedene Expressivitätsstufen klassifizierbar sein. Dies setzt eine kontinuierliche Grössenzunahme der gebildeten Strukturen voraus, was sich aus unserem Material nicht ohne Vorbehalt herauslesen lässt. Es wurde deshalb versucht, die Wirkung von *Anp* in einer Deformation einerseits und einer Differentiation andererseits der verschiedenen Kopfteile zu erfassen. Zur Analyse gelangten je 50 zufällig gewählte Fliegenköpfe vom *Anp*-Genotyp aus Aufzuchttemperatur 25° C und 18° C. Jede Kopfseite wurde für sich beurteilt (Tab. 2). Die Zahlen geben lediglich Auskunft über die Häufigkeit, mit der verschiedene Strukturen durch die Genwirkung betroffen werden, nicht über den Umfang der Reduktion beziehungsweise Umformung (Differentiation). Doch vermitteln sie einen Eindruck über den Einfluss

der Aufzuchttemperatur auch auf die Expressivität. Dabei bestätigt sich ein auf Grund subjektiver Klassifikation in Expressi-

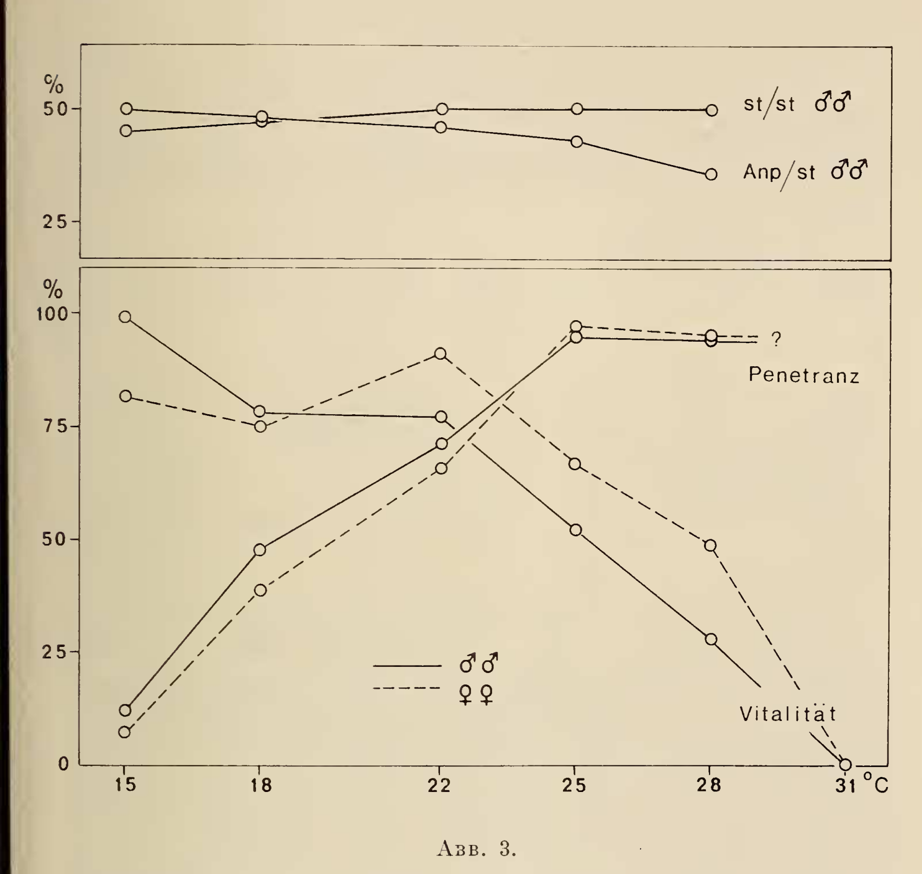


Abb. 3.

Penetranz und Vitalität (bezogen auf *Anp*$^{+}$—Geschwister vom selben Geschlecht) bei *Anp*-Heterozygoten in Abhängigkeit von der Temperatur. Eiablage und Embryonalentwicklung bei 25° C, Nachkommen einer Rückkreuzung *st/st* × *Anp/st*. Oben: Geschlechtsverhältnis in den zwei Genotypen, ausgedrückt als % ♂♂.

vitätsstufen gewonnener Eindruck, dass bei höherer Temperatur mit der Penetranz auch die Expressivität von *Anp* zunimmt.

Bei 25° C fällt im Vergleich zu 18° C (Tab. 2) eine vermehrte Praetarsen-Differenzierung, erwartungsgemäss mit gleichzeitiger Deformation der Arista, auf, sowie eine grössere Empfindlichkeit der Maxillarpalpen. Die übrigen erfassten Strukturen reagieren

etwa gleichmässig auf den Temperaturunterschied, mit Ausnahme der „Coxa". Coxa-artige Differenzierungen sind weitaus häufiger bei tiefer Temperatur.

TABELLE 2

Prozentuale Verteilung der Deformationen verschiedener Kopfteile und der Differenzierungen von Beinstrukturen in einem Muster von je 100 Kopfseiten (50 ♂♂) bei Aufzuchttemperaturen von 18° C und 25° C. Es wurden nur Fliegenköpfe mit mindestens einer Veränderung analysiert.

Deformationen (%)			Differenzierungen (%)		
	25° C	18° C		25° C	18° C
Praefrons u. Gena	80	52	Auswüchse unbestimmter Art	64	40
Auge	73	47	Coxa-Strukturen	1	12
Maxillenpalpus	14	2	Femur- „	14	7
2. Antennensegment	65	38	Tibia- „	18	5
3. Antennensegment	52	35	Tarsus- „	16	2
Arista	31	8	Praetarsus mit Unguis	11	0

In den genannten Temperaturversuchen hatte die Embryonalentwicklung stets bei 25° C stattgefunden. Wenn *Anp*-Tiere während der gesamten Entwicklung, oder nur im Embryonalstadium oder im Puppenstadium, verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden, erhält man ein ähnliches Bild. Temperaturempfindlich scheint hauptsächlich die spätere Larvenentwicklung zu sein. Doch sind die Ergebnisse dieser vorläufigen Versuche deshalb unsicher, weil der balancierte *Anp*-Stamm gebraucht wurde, und somit der Einfluss der stark temperaturabhängigen Vitalität nicht beurteilt werden konnte. Bei *D. melanogaster* scheint eine andere Temperaturabhängigkeit zu bestehen (VILLEE 1943).

Die Möglichkeit einer gezielten Beeinflussung der morphogenetischen Abweichungen von *Anp* wäre ein nützliches Hilfsmittel bei der entwicklungsphysiologischen Analyse. Einige Versuche mit Temperaturschock-Behandlung bestimmter Stadien und willkürlich gewählten Futterzusätzen während der gesamten Entwicklung sind in Tab. 3 zusammengefasst. Die Ergebnisse waren im allgemeinen negativ, wobei im Besonderen ein starker Abfall der Penetranz wie auch der Expressivität mit Bromuracil auffällt.

TABELLE 3

Beeinflussung der Expressivität durch Hitzeschock (5-7 min bei 38° C, Aufzucht bei 25° C), Kaliumacetat (0,5-1% im Futter) und 5-Bromuracil (0,1 mg/cc Futter) während der gesamten Larvenentwicklung bei 25° C.

Verwendet wurde ein balancierter Stamm mit 4 dominanten Faktoren (ss^{Anp}/Sp^2, Kf, Dl^1), *bei welchem eine allgemeine Letalität während der Entwicklung bis und mit 1. Imaginaltag von 40-50% bei 25° C normal ist.*

Behandlung	An-zahl	Über-leb.	% let. Puppen	Prozent Fliegen in den Expressivitätsstufen				Pene-tranz (%)
				0	1	2	3	
Hitzeschock								
Embryo		143		8	15	75	3	92
Larve I	200	108	20	19	28	51	2	82
Larve II	150	97	37	25	44	31	0	75
Larve III	60	16	52	25	37	38	0	75
Kaliumacetat		380		16	34	44	1	84
5-Bromuracil		109		59	29	14	0	41

Von den in verschiedenen Stämmen und Kreuzungen mit *Anp* kombinierten anderen Genen beeinflusst keines die Manifestation von *Anp*. Genetische Interaktion (WADDINGTON und CLAYTON 1952, WADDINGTON 1953) wäre hauptsächlich zu erwarten bei Kombination mit solchen Faktoren, dis insbesondere die Beine oder die Antennen (eventuell auch andere Kopforgane) abändern. Nur zwei geeignete Mutanten standen zur Verfügung, mit Verkürzung und teilweiser Verschmelzung der Tarsenglieder *(Doorns)*, beziehungsweise Reduktion der Augen *(hart)*. In beiden Fällen konnte keinerlei Einwirkung auf die Manifestation von *Anp* festgestellt werden.

DISKUSSION

Die hier beschriebene *Antennapedia*-Mutante *(Anp)* von *D. hydei* manifestiert sich in einer homoeotischen Missbildung der Antenne. Bei starker Expressivität sind alle Segmente der Antenne

erfasst und zu einem Bein, bestehend aus Tarsus, Tibia und Femur, transformiert. Als Differenzierungsplan dient dabei das Muster des Mesothoraxbeines. Dies könnte mit einer allgemeinen Dominanz des mesothorakalen Zentrums in frühembryonaler Zeit zusammenhängen, oder mit einem zeitlichen Aufeinanderfolgen der verschiedenen regionalen Tendenzen in allen imaginalen Anlagebereichen. Bei *Anp*-Antennenbeinen fällt weiterhin auf, dass selbst bei starker Ausprägung oft Reste der Arista vorhanden sind, dass anscheinend nie ein Trochanter entsteht, und dass die beobachteten coxaähnlichen Strukturen nicht aus Anlagematerial der Antenne hervorgehen. In allen genannten Eigenschaften besteht wahrscheinlich weitgehende Übereinstimmung zwischen *Anp* und verschiedenen dominanten aristapedia-Mutanten von *D. melanogaster*.

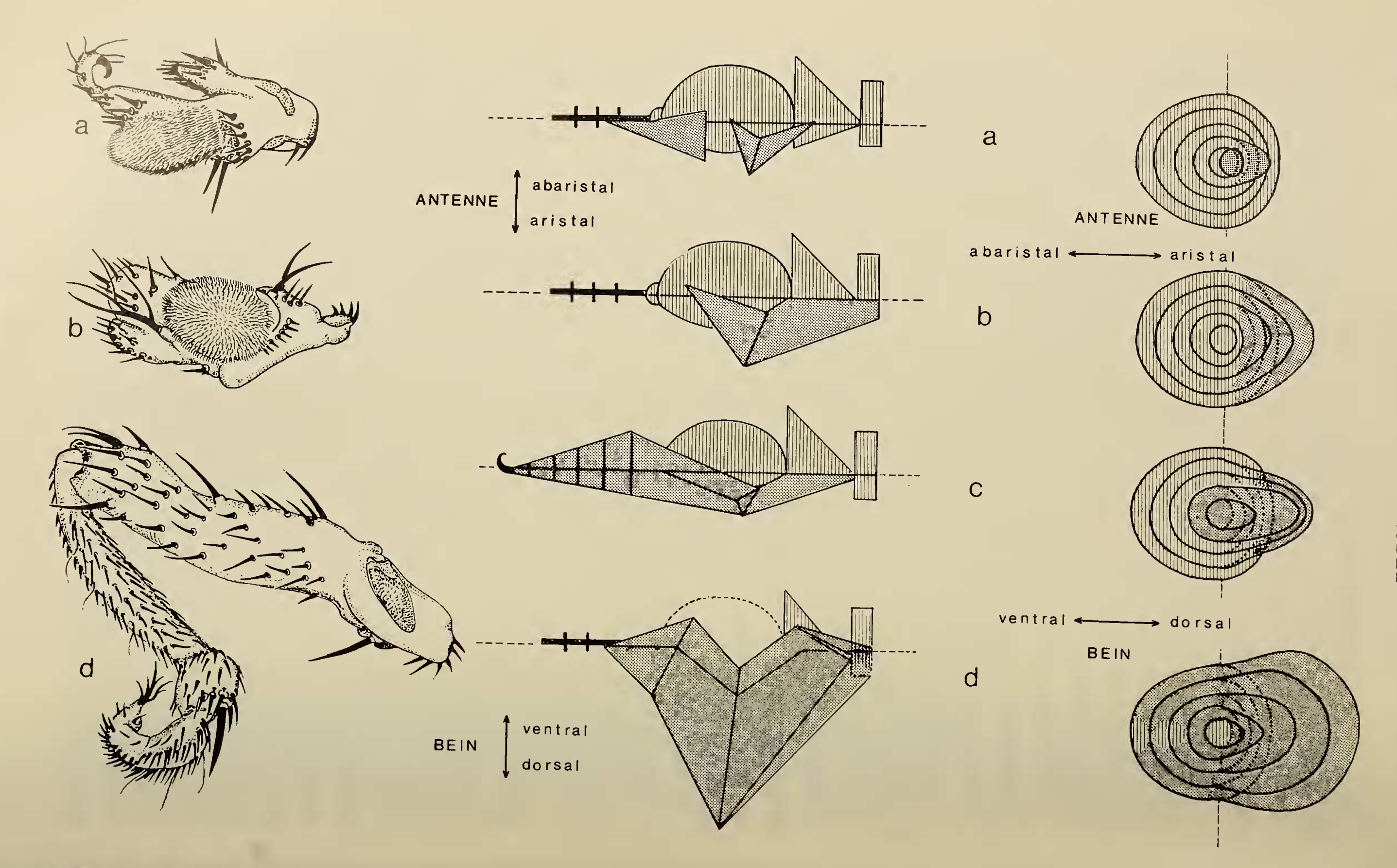
Die Auswirkung der rezessiven ss^a-Allele von *D. melanogaster* beschränkt sich im allgemeinen auf die Arista. Alle drei Segmente der Arista werden gleichzeitig in Tarsenstruktur umgewandelt, wobei mit stärkerer Expressivität die Ausbildung von Tarsengliedern vollkommener wird. Ein Differenzierungszentrum oder eine Differenzierungsrichtung im Arista-Tarsus scheint nicht feststellbar. Das Schwergewicht liegt aber weniger bei der Bildung des Praetarsus als bei der Umwandlung der basalen Aristensegmente. Greift die Transformation auf das dritte Antennensegment über, so erfolgt nach Anders (1955) die „Tarsalbildung am dritten Antennenglied durch intensive Wachstumsvorgänge an der relativ strukturarmen aristalen Seite des Organs“.

Bei *Anp* lassen sich die Beinbildungen am Kopf als von mehreren unabhängigen Zentren aus erfolgte Differenzierungen interpretieren. Aus der Beschreibung des Phaenotypus ist ersichtlich, dass das Schwergewicht der Transformation bald mehr auf der Grenze zwischen Arista und drittem, in anderen Fällen mehr zwischen dem dritten und zweiten Antennensegment liegt, oder sogar lateral ausserhalb der Basis der Antenne. Wenn wir von unspezifischen, schlecht differenzierten Auswüchsen absehen, ist in erster Linie die aristale Seite der Antenne betroffen, welche eindeutig dorsale Beinstrukturen hervorbringt. Sehr deutlich lässt sich ein Zentrum bei der Bildung des Tibia-Femur-Gelenkes erkennen: am Übergang vom 2. zum 3. Antennenglied wächst auf der aristalen Seite ein Palpus aus, der aus dorsalen proximalen Tibia- und distalen Femurstrukturen zusammengesetzt ist. Bei stärkerer Expressivität

sind die gebildeten Glieder länger. Es wird dann auch ventrale Beinstruktur auf Kosten abaristalen Antennenmaterials differenziert. Es sind hier deutlich Differenzierungsrichtungen festzustellen: von einem dorsalen Grenzpunkt zwischen Tibia und Femur aus erstens dorsal in distaler (Tibia) und proximaler (Femur) Richtung, und zweitens von dorsal nach ventral. Parallel dazu verschwinden Antennenstrukturen fortschreitend von aristaler nach abaristaler Seite. Dasselbe gilt auch von den Fällen mit beschränkter Umwandlung, deren Schwergewicht im Tibia-Tarsus-Gelenk liegt.

Versucht man ein Thorakalbein in dorsale und ventrale Anteile zu scheiden, so erhält man zwei ungleiche Sektoren, der dorsale ist der grössere. Auch bei der Antenne führt eine solche Zweiteilung zu ungleichen Hälften, wobei die kleinere als aristal, die grössere als abaristal bezeichnet werden kann. In einer normalen Bein- oder Antennenanlage bestehen also Wachstumsgefälle von dorsal nach ventral, beziehungsweise von abaristal nach aristal. In einer *Anp*-Antennenanlage verlaufen diese Gefälle in entgegengesetzter Richtung, der schwächsten aristalen Wachstumstendenz steht die stärkste dorsale Beintendenz gegenüber. Diese Modellvorstellung liegt dem Schema in Abb. 4 zugrunde. In der mittleren Kolonne sind einige Expressivitätsstufen in Seitenansicht dargestellt. Rechts davon sind die entsprechenden Anlagezustände auf das Niveau der Antennenimaginalscheibe projiziert. Das Wachstumsgefälle ist durch die Exzentrizität angedeutet.

Modellvorstellungen konkurrierender Wachstumstendenzen illustrieren wohl die Tatsache, dass auf den zwei verschiedenen Entwicklungswegen nach Antenne oder Bein, verschiedene Wachstumsgefälle herrschen (siehe auch Bodenstein und Abdel-Malek 1949), sie vermögen jedoch weder die Wahl der einzuschlagenden Entwicklungsrichtung noch die Tatsache einer spezifischen, absolut dimensionsgerechten Bildung eines ortsfremden Organteiles zu deuten. Hannah-Alava (1958 *b*) erklärt die Wirkung von homoeotischen Mutationen mit der Annahme einer Veränderung des Vormusters. Roberts (1963) kommt dagegen nach Untersuchung von ss^a-wild-Mosaiken zum Schluss, dass „the aristapedia alleles control the competence of antennal cells to respond to a prepattern which is more general... resembling the primitive, unspecialized arthropod appendage, a segmented appendage of a definite length“.


a
b
c
d
ANTENNE
abaristal
aristal
BEIN
ventral
dorsal

Wenn wir unter „Vormuster" den allgemeinen Plan eines zu bildenden Organes verstehen, auf Grund dessen die Determination der einzelnen Elemente erfolgt, so müsste die *Anp*-Imaginalscheibe über das „Vormuster" sowohl für Antenne wie für Bein verfügen, wobei auf den beiden alternativen Differenzierungswegen dasselbe Muster einmal als Antenne gelesen, auf dem andern als Bein verstanden wird. Dieses gemeinsame Muster ist demnach äusserst undetailliert, würde z. B. Segmentation bedeuten und wäre somit als eine Aufgliederung der Anlage in Felder zu verstehen. Der Determinationszustand innerhalb der Felder lässt mindestens noch die zwei Differenzierungswege zu Antenne oder Bein offen. Wenn wir dagegen als Vormuster einen endgültigen Plan bezeichnen, innerhalb dessen die einzelne Zelle determiniert wird, dann ist es offensichtlich, dass in verschiedenen grösseren oder kleineren Zellverbänden unabhängig voneinander das eine Vormuster aktiviert oder das andere ausgeschaltet wird.

Die morphologische Analyse der *Anp*-Missbildungen scheint zu ergeben, dass die Zentren solcher Felder nicht die Mitte der späteren Segmente, sondern die Grenze zweier benachbarter Segmente markieren. Die Wahl der noch offenen Entwicklungswege wird durch den Aufbau eines detaillierteren Musters entschieden, indem z. B. allein durch die Determination der Anzahl der noch auszuführenden Mitosen einzelner Zellgruppen die Grösse zukünf-

---

Abb. 4.

Beispiele verschiedener Expressivitätsgrade von Antennenmissbildungen. Mittlere Kolonne: schematisierte laterale Ansicht der links gezeichneten *Anp*-Bildungen, für c siehe k der Tafel. Die durchgehende Linie trennt aristale Seite von abaristaler der Antenne, beziehungsweise dorsal von ventral bei der Beinstruktur (grau). Rechte Kolonne: entsprechende hypothetische Antennenimaginalanlagen mit den zu Beingewebe determinierten Bezirken (grau). Die Segmentation der Organe ist durch Kreislinien, die Wachstumsgradienten abaristal-aristal, dorsal-ventral durch die Exzentrizität der Kreise angedeutet.

a) Geringe Expressivität mit Umwandlungszentren im Bereich Aristabasis-drittes und drittes-zweites Antennensegment. — *b)* Differenzierungsschwergewicht bei Femur-Tibia-Gelenk. Die Arista ist nicht, das 1.—3. Antennenglied auf der aristalen Seite von der Transformation erfasst. — *c)* Gute Differenzierung der vier distalen Tarsenglieder, von Tibia und Femur sind nur dorsale Strukturen gebildet. — *d)* Starke Expressivität, nur das Ende der Arista und ein kleiner abaristaler Bezirk des zweiten Antennensegmentes sind noch als Antennenstrukturen differenziert. Das erste ist sehr stark deformiert und ist auf der aristalen Seite nicht von der dorsalen Femurstruktur zu unterscheiden.

tiger Organteile festgelegt ist. Solche Wachstumstendenzen sind divergent in Antenne und Bein, und ihre Determination ist bereits Bestandteil einer bestimmten Entwicklungsrichtung. Merkwürdigerweise führt in der falschen Entwicklungsrichtung der weitere Ausbau des Vormusters zu einem „terminal pattern" (HANNAH-ALAVA 1958 *b*) eines zweiten Thorakalbeines. Die vom mittleren Beinpaar verschiedene Chaetotaxie des ersten und dritten lässt sich aber vielleicht als weitergehende Spezialisation des im zweiten Beine vorhandenen Musters verstehen. Das Terminalmuster des Kopfbeines würde nur den Spezialisationsgrad dieses mittleren Thorakalbeines erreichen, die weitere (evolutionistisch jüngere?) Spezialisation kann, abgesehen von sekundären sexualspezifischen Sonderstrukturen, nicht in das Terminalmuster aufgenommen werden.

Die Mutante *Anp* scheint grundsätzlich geeignet für eine morphogenetische Analyse, da man in jungen Anlagen lokale Abweichungen in der Wachstumsintensität erwarten kann, und da sich Bein und Antenne in zahlreichen Einzelheiten des Terminalmusters unterscheiden. Die schwankende Manifestation bereitet aber grosse Schwierigkeiten, umsomehr als es bisher nicht gelang, dieselbe experimentell zu beeinflussen. Wichtig, und mit den verfügbaren Mutanten von *D. melanogaster* ausführbar, wäre aber vor allem eine genetische Analyse. Die Gruppe von Mutanten des Typus aristapedia-antennapedia hat alle Eigentümlichkeiten eines komplexen Locus mit gut definierbaren morphogenetischen Wirkungen, mit dem sich vielleicht die am *bithorax*-Locus entwickelten Modellvorstellungen bestätigen und weiter ausbauen liessen. *Anp* von *D. hydei* ist in diesem Zusammenhang lediglich interessant als Beispiel eines „homologen" Locus, an dem auch die Möglichkeit einer zytologisch wahrnehmbaren Homologie geprüft werden könnte.

SUMMARY

A new mutant of the *spineless-aristapedia* type in *Drosophila hydei* is described. It is designated as *Anp (Antennapedia)*. *Anp* is variable in its expression, is dominant, lethal when homozygous, and inseparable from an inverted transposition in the second

chromosome. Expression and penetrance of the mutant increase with higher temperatures, while at the same time viability decreases.

The phenotypic effect of *Anp* consists, apart from various deformations of head parts, of the formation of leg-like structures on, or instead of, the antenna, leading in extreme cases to the differentiation of a nearly complete leg. A trochanter has never been observed, but structures resembling a coxa may originate between antenna and eye. The homoeotic leg has in all cases the appearance of a mesothoracic leg.

The mechanism of homoeotic transformation is discussed in terms of divergent gradients of growth, competing tendencies of differentiation, and prepattern formation.

RIASSUNTO

Gli autori descrivono un nuovo mutante del tipo *spineless-aristapedia* in *Drosophila hydei*, denominato *Anp (Antennapedia)*. Il mutante *Anp* ha espressività variabile, è dominante, è letale allo stato omozigote, e non è separabile da una trasposizione invertita sul secondo cromosoma. L'espressività e la penetranza del mutante *Anp* aumentano coll' aumentare della temperatura, mentre la vitalità diminuisce.

L'effetto fenotipico del mutante *Anp* si manifesta, oltre che in varie deformità del capo, nella formazione di strutture simili a zampe sull'antenna o al posto dell'antenna, guingendo, in casi estremi, fino alla differenziazione di una zampa quasi completa. La zampa omeotica ha in ogni caso l'aspetto di una zampa mesotoracica.

Gli autori discutono il meccanismo della trasformazione omeotica, prendendo in considerazione le ipotesi di gradienti devergenti di crescita, di tendenze competitive di differenziazione, e della formazione di un « prepattern ».

LITERATUR

ANDERS, G. 1955. *Untersuchungen über das pleiotrope Manifestationsmuster der Mutante lz^{cl} von Drosophila melanogaster.* Z. Vererbrungslehre 87: 113-186.

Berendes, H. D. 1962. *The salivary gland chromosomes of Drosophila hydei Sturtevant.* Chromosoma (Berl.) 14: 195-206.

Bodenstein, D. and A. Abdel-Malek. 1949. *The induction of aristapedia by nitrogen mustard in Drosophila virilis.* J. Exper. Zool. 111: 95-115.

Bridges, C. B. and K. S. Brehme. 1944. *The mutants of Drosophila melanogaster.* Carnegie Inst. Washington Publ. 552.

Calvez, J. le. 1948. *In (3R) ss^{Ar}: Mutation Aristapedia, hétérozygote dominante, homozygote léthale chez Drosophila melanogaster.* Bull. Biol. France et Belg. 82: 97-113.

Falk, E. 1963. *ss^{Ar}, spineless-aristapedia, dominant.* Drosophila Information Service 39: 60.

Finck, E. v. 1942. *Die Allelenserie des Gens ss bei Drosophila melanogaster.* Biol. Zbl. 62: 379-400.

Gehring, W. 1964. *" Phenocopies " produced by 5-fluorouracil.* Drosophila Information Service 39: 102.

Goldschmidt, R. B. and L. K. Piternick. 1957. *The genetic background of chemically induced phenocopies in Drosophila.* J. Exper. Zool. 136: 201-228.

Hannah-Alava, Aloha. 1958*a*. *Morphology and chaetotaxy of the legs of Drosophila melanogaster.* J. Morphol. 103: 281-310.

— 1958*b*. *Developmental genetics of the posterior legs in Drosophila melanogaster.* Genetics 43: 878-905.

Lewis, E. B. 1956. *Report on the mutants $Antp^{B}$ and $Antp^{Yu}$.* Drosophila Information Service 30: 76.

Roberts, P. 1963. *Mosaics involving aristapedia, a homoeotic mutant of Drosophila melanogaster.* Genetics 49: 593-598.

Sturtevant, A. H. and E. Novitski. 1941. *The homologies of the chromosome elements in the genus Drosophila.* Genetics 26: 517-541.

Villee, C. A. 1943. *The effect of temperature on the expression of aristapedia.* J. Exper. Zool. 93: 75-98.

Vogt, H. 1946. *Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von Drosophila. II. Die Umwandlung präsumptiven Fühlergewebes in Beingewebe.* Biol. Zbl. 65: 238-254.

Waddington, C. H. 1953. *The interactions of some morphogenetic genes in Drosophila melanogaster.* J. Genetics 51: 243-258.

— and R. Clayton. 1952. *A note on some alleles of aristapedia.* J. Genetics 51: 123-129.